

Sarasola, V., Gosá, A. (2014). Rana ágil – *Rana dalmatina*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Martínez-Solano, I. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Rana ágil – *Rana dalmatina* Fitzinger, 1838

Vanessa Sarasola y Alberto Gosá
Sociedad de Ciencias Aranzadi, Zorroagaina, 11
20014 Donostia-San Sebastián

Versión 27-10-2014

Versiones anteriores: 3-02-2014



© V. Sarasola

Sinónimos y combinaciones

Rana dalmatina Fitzinger in Bonaparte, 1838; *Rana agilis* Thomas, 1855; *Rana gracilis* Fatio, 1862; *Rana temporaria* var. *agilis* Schreiber, 1875; *Rana temporaria agilis* Bedriaga, 1881; *Rana agilis agilis* Cope, 1886; *Rana (Crotaphitis) agilis* Schultze, 1891; *Rana (Rana) dalmatina* Guibé, 1950; *Rana agiloides* Brunner, 1951; *Rana mülleri* Brunner, 1959; *Rana (Rana) dalmatina* Dubois, 1987; *Rana (Laurasiarana) dalmatina* Hillis y Wilcox, 2005 (Frost, 2014).

Origen y evolución

Las relaciones filogenéticas de las ranas pardas paleárticas occidentales, grupo al que pertenece *Rana dalmatina*, han sido inferidas a partir de secuencias de ADN mitocondrial y nuclear (Veith et al., 2003). Una especiación post-Mesiniense, datada en unos 4 millones de años, habría tenido lugar a partir de un ancestro de origen asiático, que habría invadido Europa durante el Plioceno inferior, originando 5 clados principales, compuestos por 3 linajes monotípicos (*Rana dalmatina*, *R. latastei* y *R. graeca*), un linaje anatolio (*R. macrocnemis*, *R. camerani* y *R. holtzi*) y otro agrupando *R. italica* y los taxones ibéricos (*R. iberica*, *R. pyrenaica* y *R. temporaria*), que incluye también *R. arvalis*. Durante el Cuaternario, en los últimos 100.000 años, se han producido cambios recurrentes de temperatura que podrían haber afectado negativamente a procesos de especiación gradual vicariante (Dynesius y Jansson, 2000), a los que se alude comúnmente para explicar la formación de especies actuales.

Registro fósil

Los registros fósiles más antiguos atribuibles a especies de ranas pardas actuales, entre ellas *R. cf. dalmatina*, se han datado en el Plioceno superior (Roček y Rage, 2000), y con semejante grado de incertidumbre han sido atribuidos los restos encontrados en el periodo inmediatamente posterior del Pleistoceno inferior (Holman, 1998). Aunque se poseen restos fósiles de otras especies de ranas pardas, en la península Ibérica no se han encontrado fósiles indiscutibles de *R. dalmatina*.

Descripción del adulto

Es una rana esbelta de tamaño mediano y aspecto grácil, que pertenece al grupo de las ranas pardas, formado por especies de hábitos terrestres que utilizan los humedales básicamente para reproducirse y presentan tonalidades de piel marrones crípticas.

Tiene la cabeza tan ancha como larga, con el hocico puntiagudo. El tímpano es muy visible; en los adultos es de tamaño similar al del ojo y está situado muy próximo a éste. La pupila es horizontal y el iris bicolor, con la parte superior dorada y la inferior pardo oscura, carácter que ha sido utilizado como diagnóstico (Dubois, 1984). Como otras especies de ranas pardas posee una máscara facial marrón oscura o negra, que va desde el orificio nasal, pasando por el ojo y la región timpánica, hasta la inserción de las patas anteriores. Algunos autores afirman que los caracteres más útiles para diferenciarla de otras especies de ranas pardas simpátricas se encuentran en la cabeza (Grossenbacher, 1997).

Su piel es lisa. No presenta glándulas parotídeas; los pliegues dorsolaterales son visibles y están separados entre sí, ligeramente convergentes en la parte superior, entre los miembros anteriores. Presenta una coloración dorsal poco variable, de tonos pardos (color de hoja seca), con el diseño característico de las ranas pardas, con manchas dispersas más oscuras que incluyen una V invertida entre los hombros. El vientre es de color marfil o crema, liso y con frecuencia desprovisto de manchas en la población ibérica, salvo en la garganta y zona anterior, que puede presentar un fino jaspeado pardo o anaranjado. Las patas posteriores están conspicuamente rayadas. Con frecuencia las ingles presentan un color amarillo azufre característico (Figura 1). Las extremidades anteriores y posteriores presentan 4 y 5 dedos, respectivamente. Los dedos son largos, con tubérculos subarticulares grandes. Las manos anteriores presentan tres tubérculos palmares conspicuos. Los miembros posteriores son muy largos, lo que le permite dar grandes saltos, siendo esta singularidad a la que debe su nombre común. Los pies tienen membranas interdigitales amplias y el tubérculo metatarsal interno es

relativamente grande (1/3-1/2 de la longitud del primer dedo) y de tonos grisáceos (Hachtel y Grossenbacher, 2014).



Figura 1. Aspecto ventral de un macho con callosidades nupciales. (C) A. Gosá.

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual de las ranas pardas no es acentuado, como también sucede en esta especie. Durante la época de reproducción los machos desarrollan callosidades nupciales patentes, de color gris, en el dedo interno de cada mano (García-París, 2004). Fuera de este periodo las callosidades también pueden observarse. Los machos tienen las extremidades anteriores bastante más robustas que las hembras y su diseño dorsal es más contrastado, con manchas oscuras, mientras que en las hembras es más uniforme, de tonos claros. Las hembras alcanzan tallas mayores que los machos en cada grupo de edad (Kuhn y Schmidt-Sibeth, 1998; Sarasola-Puente et al., 2011).

Tamaño

Su cuerpo es proporcionado, con una longitud comprendida entre 35 y 65 mm en los machos, y entre 40 a 75 mm en las hembras. La masa corporal de los animales tras el reposo invernal varía de 6 a 40 g en los machos y de 11 a 64 g en las hembras (Hachtel y Grossenbacher, 2014). Las hembras son mayores, pero la diferencia de masa corporal entre ambos sexos puede deberse en parte al estado de gravidez de las hembras y el correspondiente sesgo en los registros por el peso de los huevos (Kuhn y Schmidt-Sibeth, 1998; Sarasola, 2004).

Descripción de los huevos y de la larva

Los huevos son depositados en una sola masa esférica compacta, y la puesta puede hacerse a diferentes profundidades, muchas veces adherida a ramas sumergidas o a tallos de la vegetación acuática, carácter éste último frecuentemente utilizado para detectar su presencia y diferenciarla de otras especies de ranas pardas simpátricas (en la península Ibérica, de *Rana temporaria*). Los huevos presentan un diámetro de 1,5 a 2,5 mm y pesan una media de 12,7 mg (Sofianidou y Kyriakopoulou-Sklavounou, 1983; Weddeling et al., 2005). Son de color marrón, casi negro en su polo animal, y presentan un color blanquecino en su polo vegetativo (Waringer-Löschenkolh, 1991). Al eclosionar las larvas miden 6,7 mm (Cambar y Marrot, 1954) y son de color oscuro, casi negro. Conforme avanza el desarrollo van adquiriendo tonalidades más claras, pardas o marrones, con el vientre más claro y la cresta dorsal traslúcida con manchas oscuras dispersas. La variabilidad morfológica y de diseño de las larvas dificulta la diferenciación con otras especies congénicas, aunque según avanza el desarrollo presentan un carácter bastante estable, con una cresta caudal superior convexa y alta y extremo de la cola relativamente apuntado. Su disco oral es bastante pequeño en comparación con otras especies de anfibios. Tiene tres filas de dientes en el labio superior y cuatro en el inferior (Bonacci et al., 2008). Recién realizada la metamorfosis los animales presentan tamaños variables según las condiciones de desarrollo, que fluctúan entre 13,00 y 20,95 mm (Sarasola-Puente et al., 2011).

Características citogenéticas y bioquímicas

Posee 26 cromosomas (2n), con constricciones secundarias en el brazo corto de los cromosomas 3 y 10. A diferencia de otras especies de ranas pardas carece de la constricción secundaria característica del brazo largo del par 10 (García-París, 2004).

Variación geográfica

La morfología de la especie no difiere a lo largo de su distribución, siendo los animales fácilmente reconocibles desde el sur de Suecia hasta el sur de Grecia, y desde los Cárpatos hasta Francia. Con respecto al tamaño se observan pequeñas diferencias, aunque en apariencia no siguen ningún gradiente (Sarasola-Puente et al., 2011).

El estudio filogeográfico de Vences et al. (2013) a partir de modelos paleoclimáticos muestra que la distribución de la especie en el Pleistoceno fue muy fragmentada, con poblaciones aisladas en la península Ibérica, el sur y el norte de Italia, los Balcanes y el mar Negro. Los linajes mitocondriales encontrados, uno en el sur de Italia y otro en el resto de su distribución europea, encajan con los modelos filogeográficos y con la hipótesis de un evento reciente de expansión. La escasa diferenciación genética entre las poblaciones europeas, con unos valores muy bajos de heterocigosidad, también encaja con la teoría de que su expansión hacia el centro de Europa a partir de sus refugios glaciales ha sido un evento relativamente reciente. Esta hipótesis se fundamenta además en el hecho de que los marcadores genéticos utilizados en el estudio presentan mayor variabilidad en las áreas de refugio potenciales (Vences et al., 2013). La baja diversidad de *R. dalmatina* coincide con la de otras especies de ranas pardas restringidas a pequeñas áreas y especializadas en hábitats particulares (Vences et al., 2013).

Un estudio genético utilizando marcadores moleculares microsatélites ha revelado que la especie presenta una determinada estructura regional, existiendo grupos de poblaciones que mantienen la comunicación entre ellas o que la han mantenido hasta épocas recientes (cientos de años) y poblaciones aisladas que, por diferentes motivos, han visto interrumpida su comunicación con otras. Las razones de esta irregularidad genética están relacionadas con discontinuidades en el hábitat, que han conducido a una fragmentación efectiva. Los resultados definen tres metapoblaciones: la de “Kanpezu”, que agrupa a las poblaciones de la Montaña Alavesa, la navarra de la Sierra de Cantabria y las burgalesas del condado de Treviño; la del “Alto Nervión”, que acoge las poblaciones alavesas situadas en Amurrio-Urkabustaiz y el Parque Natural de Gorbeia-valle de Zuia, y el núcleo vizcaíno de Orduña; y la de “Ultzama”, que reúne a las poblaciones navarras de los valles de Ultzama y Odieta. Además, existen algunas poblaciones aisladas y situadas en hábitats degradados, en las que se deberían aplicar medidas de conservación enfocadas a la mejora del hábitat, tanto terrestre como reproductor. Dichas metapoblaciones deben considerarse como unidades de gestión relativamente independientes (Sarasola-Puente et al., 2012).

Hábitat

La rana ágil es una especie forestal de costumbres terrestres, poco ligada al agua excepto durante la reproducción. Su hábitat óptimo lo constituyen los bosques caducifolios, y en la península Ibérica se encuentra en áreas con series de vegetación potenciales definidas por la presencia de robledales (*Quercus robur* y *Q. pyrenaica*) situados en bajas altitudes (Puente-Amestoy, 1956; Zuidervijk y Veenstra, 1984; Bea, 1985; Gosá, 1994; 2002a; Gosá y Bergerandi, 1994; Corral et al., 2007).

El aprovechamiento agrícola y ganadero de los fondos de valle ha definido un paisaje que alterna el bosque caducifolio con los pastizales. Los restos de ese paisaje agroganadero constituyen en la actualidad el hábitat característico de la rana ágil en su distribución continental, incluida la ibérica (Ahlén, 1997; Gosá, 2002a; Hartel et al., 2009). De manera excepcional aparece en hayedos, situados a mayor altitud (Gosá y Bergerandi, 1994; Barbadillo et al., 2000). Está presente entre los 280 y los 980 m de altitud, si bien los 500-600 m constituyen el rango más frecuentado por la especie (Barbadillo et al., 2000; Gosá, 2002a).

Para la reproducción utiliza distintos tipos de humedales, tanto temporales como permanentes, habiéndose encontrado en balsas artificiales, lagunas naturales y charcas asentadas en

robledales (Figura 2) o en praderas cercanas. Suelen ser humedales con cierta profundidad, sin peces y caracterizados por la presencia de hidrófitos y helófitos tales como *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*, *Salix atrocinerea*, *Myriophyllum spicatum*, *Glyceria fluitans* (Gosá, 1994; Gosá, 2002b). Evita el agua corriente y, en la medida de lo posible, los encharcamientos someros, siendo estos últimos el hábitat reproductor típico de *Rana temporaria*, aunque en condiciones subóptimas los puede utilizar igualmente. El agua de las charcas de reproducción se caracteriza por presentar pH neutro, variando entre 6,02 y 8,94, y por ser oligotrófica (Grosse y Bauch, 1997; Guyétant, 1997; Lesbarrères y Lodé, 2002a; Puky *et al.*, 2006; Sarasola y Gosá, 2006).

Algunos estudios realizados en Europa relacionan el tamaño de las poblaciones con diversas características del hábitat, como la presencia de bosques caducifolios en las cercanías y la conectividad entre los bosques y las charcas mediante corredores ecológicos (Hartel *et al.*, 2009).



Figura 2. Charca de reproducción de *Rana dalmatina* en el robledal de Orgi (Navarra). (C) A. Gosá.

Abundancia

Las poblaciones ibéricas más abundantes se localizan en Álava, en los robledales de la Sierra de Izki, donde en 2001 se estimaron unos 7.000 individuos (Consultora de Recursos Naturales, 2001), y del Alto Nervión, cuya estima poblacional de 2006 a 2012 ha fluctuado entre 4.000 y 10.000 individuos (Iglesias *et al.*, 2011; Iglesias *et al.*, 2013). Esta última población alberga también los núcleos situados en el enclave vizcaíno de Orduña (Ekos, 2001; Corral *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2011), compuestos por unos pocos centenares de individuos. Colindante a la del Alto Nervión se localiza la población de La Losa (Burgos), descubierta inicialmente en el paraje de Monte Santiago (Barbadillo *et al.*, 2000) y posteriormente ampliada a localidades cercanas (Iglesias *et al.*, 2011), donde parece ser muy escasa. En Álava se sitúan además los núcleos poblacionales de Zuia, cuya estima poblacional es desconocida pero se supone pequeña, y la Llanada Alavesa donde existe un pequeño grupo de núcleos aislados con bajas densidades (Ekos, 1999; Paga Consultores Ambientales, 2010; Gosá y Garin-Barrio, 2011).

En Navarra, donde las labores de seguimiento de la especie son continuas desde 1999, existen cinco subpoblaciones, situadas en la Sierra de Cantabria, Cuenca de Pamplona, Comarca de Sakana, Valle de Ultzama y Valle de Odieta. El conjunto de la población fluctúa anualmente entre los 2.000 y 4.000 individuos (Gosá *et al.*, 2013).

La población ibérica se situaría en torno a los 25.000 individuos adultos, en los años más favorables.

Estado de conservación

Categoría global IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Kaya *et al.*, 2013).

Categoría IUCN para España (2002): En Peligro EN B1ab+2ab (Gosá, 2002a).

Está incluida en el Anexo II del Convenio de Berna y en el Anexo IV de la Directiva de Hábitats. En el Catálogo Español de Especies Amenazadas se recoge como especie “Vulnerable” (Real Decreto 139/2011), y en los catálogos regionales del País Vasco y Navarra se considera

“Vulnerable” (Decreto 167/1996) y “Sensible a la alteración de su hábitat” (Decreto foral 563/1995), respectivamente.

Amenazas

Las amenazas más importantes en la península Ibérica están relacionadas con la alteración del hábitat. Históricamente las prácticas agrícolas, ganaderas y forestales en el norte ibérico han provocado la sustitución de los bosques caducifolios por tierras de labor, prados y pastizales o por plantaciones forestales monoespecíficas. Esta transformación del hábitat original lleva consigo la desaparición de poblaciones de fauna silvestre asociadas a él, entre las que se encuentra *Rana dalmatina*.

Sumada a la modificación del hábitat terrestre, la contaminación y desecación sistemática de los humedales ha menospreciado la gran diversidad biológica que albergan, y el papel decisivo que juegan en la dinámica de los ecosistemas de su entorno. Para los anfibios que se reproducen en charcas, como la rana ágil, su conservación es absolutamente necesaria para la supervivencia de las poblaciones. La alteración de este hábitat reproductor conlleva la desaparición de las poblaciones asociadas a él (Gosá, 2002a).

Además, la destrucción de setos y bosquetes que actúan como refugios y corredores ecológicos, la urbanización de determinadas zonas y la construcción de infraestructuras lineales están contribuyendo a potenciar el aislamiento de numerosas poblaciones ibéricas de rana ágil. La falta de conectividad implica lentitud y dificultad en la recuperación de las poblaciones mermadas, propiciando las extinciones locales, y el aumento de la endogamia y sus efectos negativos (Lesbarrères et al., 2003; Hartel et al., 2009; Sarasola-Puente, 2010). En los últimos decenios los corredores ecológicos han sido dañados por la política de las concentraciones parcelarias, que desdeña la importancia de los setos y linderos para la fauna.

Poblaciones europeas de rana ágil afectadas por la presencia de carreteras han sido objeto de estudio y mejora mediante pasos de fauna (Lesbarrères et al., 2004). En las poblaciones ibéricas la mortalidad en carretera parece ser una amenaza secundaria.

Medidas de conservación

Donde el hábitat terrestre ha sido sustituido por zonas de cultivo o urbanizaciones, su recuperación y la de la fauna silvestre asociada a él parece imposible. En las zonas donde el hábitat terrestre está conservado, la creación de nuevos humedales y la restauración de los existentes son estrategias relativamente fáciles de aplicar y muy útiles, ya que las poblaciones de anfibios responden a ellas de manera muy positiva (Rannap et al., 2009; Lesbarrères et al., 2010). Esta medida, recogida en el plan de conservación del hábitat de la especie (Gosá, 1997), viene siendo aplicada en la Zona de Especial Conservación “Robledales de Ultzama” de Navarra con el objetivo de recuperar su población, y los resultados obtenidos hasta el momento muestran la estabilización de la misma. El número de charcas disponibles para la reproducción en 2013 fue de 63, y la población se reproduce en los últimos años en el 53-58 % de ellas (Sarasola-Puente, 2010; Gosá et al., 2013). En la exigua población de Vizcaya se ha iniciado la creación de charcas en pinares gestionados por la Diputación Foral en el término de Orduña y en prados municipales de dicho término mediante el sistema de Custodia del Territorio (Gosá e Iglesias-Carrasco, 2013), que pueden contribuir al establecimiento de un corredor de conexión de las poblaciones del Alto Nervión (Álava) y La Losa (Burgos).

La estrategia de la cría y desarrollo de anfibios en cautividad se ha aplicado en zonas de Ultzama (Gosá 2001a; Gosá y Sarasola, 2008), contribuyendo al incremento general de esa población, que es en la actualidad una de las dos en las que se sustenta el conjunto de la población de rana ágil en Navarra (Gosá et al., 2013).

Distribución geográfica

La rana ágil se distribuye desde el sur de Suecia y Dinamarca por el norte hasta el sur de Italia y Grecia. Su límite oriental se sitúa en los Cárpatos y por el oeste se encuentra presente en la mayor parte del territorio francés y la isla de Jersey (Gran Bretaña). En el norte de la península

Ibérica encuentra su límite de distribución suroccidental, donde únicamente está presente en las provincias de Navarra, Álava, Vizcaya y Burgos (Grossenbacher, 1997b; Gosá, 2002a; Hachtel y Grossenbacher, 2014).

En Navarra está presente en cuatro zonas separadas entre sí por distancias y hábitats actualmente insalvables para la conexión natural de las poblaciones, por lo que se consideran núcleos aislados, aunque alguno presenta continuidad con ciertos núcleos alaveses. Las cuatro subpoblaciones navarras se distribuyen entre la parte más oriental de la Sierra de Cantabria, conectada con la población alavesa de la Sierra de Izki; los valles de Ultzama y Odieta, la Cuenca de Pamplona y la comarca de Sakana, cuya población estuvo conectada con la de la Llanada Alavesa (Gállego, 1970; Arraigo y Bea, 1984; Gosá, 2002a; Sarasola-Puente et al., 2012).

En Álava la rana ágil se reparte en tres zonas igualmente desconectadas: la de la Montaña Alavesa, que acoge los núcleos dispersos por el cordal de las sierras meridionales, entre los Montes de Vitoria y la Sierra de Izki (Tejado y Potes, 2005); la del Alto Nervión, extendida entre Amurrio-Urkabustaiz y el Parque Natural de Gorbeia-valle de Zuia (Zuiderwijk y Veenstra, 1984; Tejado y Potes, 2007; Corral et al., 2007), y la Llanada Alavesa (Ekos, 2001; Gosá y Garin-Barrio, 2011).

La ocupación en Burgos se limita al Condado de Treviño, cuya población forma parte de la de la Montaña Alavesa, y a la comarca de La Losa, donde el núcleo inicialmente descubierto en Monte Santiago (Barbadillo et al., 2000) puede haber desaparecido. Recientemente se han encontrado pequeñas poblaciones en Berberana y Múrita (Gosá et al., 2011).

En Vizcaya únicamente se conoce el núcleo de Orduña (Ekos, 2001; Corral et al., 2010), que geográficamente formaría parte de la subpoblación alavesa del Alto Nervión.

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual entre un 98% y un 100% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011)¹.

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 27-10-2014

Ecología trófica

Las larvas son sobre todo fitófagas, alimentándose principalmente de algas, aunque también comen huevos y larvas de otras especies de anuros (Hachtel y Grossenbacher, 2014).

Es una especie oportunista cuya estrategia de caza de los adultos es la de acecho. Los adultos basan su dieta en invertebrados terrestres de distintos grupos. Diversos estudios en poblaciones europeas muestran que los invertebrados más consumidos son los arácnidos y las larvas de coleópteros y lepidópteros, aunque se han encontrado en sus estómagos presas muy diversas, como anélidos, crustáceos, miriápodos, ortópteros, colémbolos, dermápteros, hemípteros, himenópteros e incluso formas voladoras de lepidópteros o dípteros (Blum, 1997; Aszalós et al., 2005; Kóvacs et al., 2010) y restos vegetales, que ingieren accidentalmente. Los juveniles muestran algunas diferencias en cuanto a la proporción de presas, consumiendo preferentemente animales más pequeños, como colémbolos, isópodos, dípteros y araneidos (Hachtel y Grossenbacher, 2014).

En la península Ibérica faltan estudios sobre la ecología trófica de la especie, aunque se tienen datos no publicados de la dieta de los recién metamorfoseados en los primeros momentos de su paso a la vida terrestre, en una población de Navarra (Vignes, J. C., Gosá, A., datos sin publicar; Tabla 1). Estos animales mostraron un comportamiento selectivo en la captura de presas entre la macrofauna del suelo. Principalmente capturaron coleópteros (entre los que destacaron los curculiónidos), colémbolos, arañas y ácaros, cuyo tamaño medio fue de 2,07 mm. Los coleópteros fueron igualmente la presa de mayor presencia en los estómagos, pero otras presas importantes de la dieta, como las arañas, fueron consumidas por un bajo número de ranas, de la misma manera que ciertas presas aladas, como los himenópteros y dípteros, capturadas en números relativamente bajos, aparecieron en un número alto de estómagos. El número medio de elementos ingeridos fue de 6,14 presas/estómago, y en el 11,38 % de los estómagos aparecieron restos vegetales.

Tabla 1. Composición taxonómica (% N) y ocurrencia (% P) de presas en estómagos de una población de recién metamorfoseados en Auza (Navarra) (J.C. Vignes, J. C., Gosá, A., datos sin publicar). Nº de presas= 755; nº de estómagos= 123.

| Categorías de presa | % N | % P |
|---------------------|-------|-------|
| Myriapoda | 0,26 | 1,63 |
| Oligochaeta | 0,26 | 1,63 |
| Araneae | 17,48 | 5,85 |
| Acari | 11 | 34,96 |
| Collembola | 18,41 | 52,03 |
| Thysanoptera | 0,26 | 1,63 |
| Orthoptera | 0,13 | 0,81 |
| Homoptera | 3,18 | 16,26 |
| Heteroptera | 1,46 | 8,13 |
| Hymenoptera | 9,01 | 38,21 |
| Coleoptera adultos | 24,24 | 70,73 |
| Coleoptera larvas | 3,84 | 16,26 |
| Lepidoptera larvas | 2,12 | 10,57 |
| Diptera adultos | 7,95 | 37,4 |
| Diptera larvas | 0,4 | 2,44 |

Biología de la reproducción

Los animales emergen del reposo invernal, reproduciéndose inmediatamente después, en febrero y marzo. La población del Alto Nervián entra antes en actividad, e inicia su reproducción en enero (Corral et al., 2007), incluso a primeros de ese mes. En los últimos años se están acentuando las diferencias fenológicas entre esta población y las de su extremo opuesto, en Navarra, donde están retrasando el pico de concentración de las puestas, adentrándose cada vez más en marzo (obs. pers.). La migración hacia las charcas se halla positivamente correlacionada con la temperatura y es bastante asincrónica entre ambos sexos y dentro del mismo sexo, entre animales de diferentes tamaños (Lodé et al., 2005; Sarasola y Gosá, 2006). Acuden en primer lugar los machos, que cantan activamente en las charcas, tanto en la superficie del agua como sobre la vegetación del fondo, hasta que van llegando las hembras (Schneider, 1997). Los animales de mayor tamaño son más tempraneros y al final del período se reproducen los animales más jóvenes y pequeños. Los amplexos son de tipo axilar y se llevan a cabo preferentemente bajo el agua, aunque pueden iniciarse en tierra. Los machos suelen reproducirse con más de una hembra y, a pesar de considerarse tradicionalmente una especie monoándrica, se ha demostrado en una población francesa que las puestas pueden estar fecundadas por varios machos (Lodé y Lesbarrères, 2004; Lodé et al., 2005). En poblaciones sintópicas con *Rana temporaria* se producen amplexos interespecíficos, sin hibridación (obs. pers.).

Cada hembra hace una sola puesta al año, depositando un paquete de huevos, cuyo número y tamaño son variables dentro de una misma población (Waringer-Löschenkohl, 1991; Weddelling et al., 2005) y entre poblaciones. En una población de Navarra el rango de variación está comprendido entre 322 y 1.182 huevos por puesta en una misma estación reproductora (Gosá, 1994). En las poblaciones navarras se ha contabilizado una media interanual de 604 a 770 huevos (años 2001 a 2008) (datos sin publicar). Las hembras fijan las puestas a las hojas o tallos de la vegetación acuática (Figura 3) o a ramas sumergidas, reduciendo el riesgo de deriva, congelación o depredación por patos (Waringer-Löschenkohl, 1991; Kecskés y Puky, 1992; Gosá, 1994; Ficetola et al., 2006). Este carácter se utiliza para detectar su presencia y diferenciarla de otras especies de ranas pardas simpátricas (en la península Ibérica, de *Rana temporaria*). Es habitual que el periodo de reproducción dure en torno a mes y medio en la Península (Sarasola, 2004).



Figura 3. Aspecto típico de una puesta, ensartada en la vegetación acuática. (C) A. Gosá.

Las hembras ejercen una cierta selección de los lugares de puesta. Mientras que en las poblaciones continentales seleccionan las zonas más someras, soleadas y vegetadas de las charcas, donde la temperatura del agua es mayor, el desarrollo larvario más rápido y mayor la disponibilidad de refugios y probabilidad de supervivencia de las larvas (Riis, 1991; Waringer-Löschenkohl, 1991; Ficetola et al., 2006; Hartel et al., 2009), las poblaciones ibéricas tienden a seleccionar charcas maduras y con cierta profundidad, evitando de esta forma o disminuyendo la competencia con *R. temporaria*. Sin embargo, la presencia de humedales maduros en el área de distribución ibérica de *R. dalmatina* es bastante limitada, por lo que no es infrecuente encontrar puestas en humedales más someros y de ritmo hidrológico más temporal. El desarrollo embrionario y larvario dura unos 100 días (Sarasola y Gosá, 2006).

En las poblaciones ibéricas la metamorfosis suele producirse durante el mes de junio. En la población navarra, dependiendo de la climatología anual y la hidrología de cada charca, ésta puede comenzar en la última semana de mayo y prolongarse hasta la primera de julio (Gosá, 2001b; Gosá y Sarasola, 2005; Sarasola y Gosá, 2006). Cuando las charcas se secan antes de la emergencia las ranitas pueden llegar a culminar la metamorfosis bajo la vegetación del lecho, en condiciones de alta humedad (A. Gosá, obs. pers.). La talla a la metamorfosis depende de parámetros ambientales, si bien se mantiene en unos rangos equiparables, al menos en poblaciones vecinas de Navarra como las de Lizaso - con media de 16,93 mm y rango de variación entre 13,00 y 20,95 mm (Gosá, 2001b; Sarasola-Puente et al., 2011) - y Auza, con media de 17,87 mm y rango de 15,00-20,30 mm (J.C. Vignes y A. Gosá, datos sin publicar).

Demografía

La razón de sexos es siempre favorable a los machos, y muy homogénea para el conjunto de poblaciones. En la población navarra de Ultzama, única para la que se posee este dato, fluctúa interanualmente entre 2,00 y 2,31 machos por cada hembra, con una media de 2,16 (Sarasola y Gosá, 2006; Gosá y Sarasola, 2008).

Existe cierta variabilidad continental en la edad a la que alcanzan la madurez sexual, que parece relacionada con la latitud de las poblaciones, siendo algo más precoces las meridionales. En Grecia los machos pueden alcanzarla con un año de edad (Sofianidou y Kyriakopoulou-Sklavounou, 1983). En la península Ibérica la obtienen los machos con dos años y las hembras con dos o tres (Sarasola-Puente et al., 2011), aunque una pequeña parte de la población de machos puede madurar al primer año de edad. En Dinamarca los machos maduran con dos años de edad y las hembras con tres (Riis, 1991; 1997). Se han encontrado animales de 8 años, aunque esta longevidad se considera excepcional y son raros los animales mayores de cinco años (Ishchenko, 1996). En la población de Ultzama la longevidad de los machos es de 8 años y la de las hembras de 6. El crecimiento (clases de edad) de esta población, donde se observa claramente el dimorfismo sexual para el tamaño en esta especie, se expone en la Tabla 2 (Sarasola-Puente et al., 2011).

Tabla 2. Crecimiento (tallas medias \pm SE en mm) de las clases de edad (años) y comparación entre sexos (t de Student) en la población del Bosque de Orgi (Ultzama, Navarra) (Sarasola-Puente et al., 2011).

| Clase de edad | Machos | n | Hembras | N | p |
|---------------|------------------|----|------------------|----|-------|
| 0 | 16,93 \pm 0,04 | | | | |
| 1 | 43,07 \pm 1,51 | 20 | | | |
| 2 | 52,46 \pm 0,65 | 48 | 59,39 \pm 1,80 | 20 | 0,002 |
| 3 | 54,73 \pm 0,41 | 38 | 64,34 \pm 1,37 | 16 | 0 |
| 4 | 57,37 \pm 0,56 | 18 | 66,40 \pm 1,04 | 10 | 0 |
| 5 | 58,87 \pm 1,17 | 4 | 68,23 \pm 1,25 | 4 | |
| 6 | 59,5 | 2 | 73 | 1 | |
| 7 | 58,98 | 1 | | | |

Interacciones entre especies

En la península Ibérica aparece con frecuencia en simpatria con *Rana temporaria*, especie que presenta similitudes ecológicas (fenología parcialmente solapada, explotación del mismo nicho trófico, coincidencia de biotopo), si bien su interacción no ha sido estudiada en esta área.

Algunos estudios llevados a cabo en Europa muestran que ambas especies explotan el mismo nicho trófico, pero no se ha observado competencia por existir una disponibilidad trófica suficiente (Kovács et al., 2010). Sin embargo, hay estudios que muestran un solapamiento del hábitat de reproducción entre ambas especies (Barton y Rafinski, 2006); otros sugieren una competencia interespecífica por éste, presentando ambas especies una correlación negativa en cuanto al número anual de puestas (Hartel, 2005), y otros explican su distribución mediante un modelo de exclusión competitiva (Riis, 1988; Fog, 1997). En la península Ibérica algunas poblaciones sintópicas de estas especies pueden coincidir, al menos parcialmente, en la emergencia de los metamorfoseados. Aunque no se ha estudiado la dieta de estas poblaciones en sintopía, se dispone de datos de la alimentación de los recién metamorfoseados en una población de Navarra de *R. dalmatina* (J.C. Vignes y A. Gosá, datos sin publicar) y otra población de *R. temporaria* en el vecino departamento francés de Pyrénées Atlantiques (Gosá y Vignes, 2000), que muestran que si bien no manifiestan preferencias horarias en la captura de presas (aproximadamente igual durante el día y la noche en ambas especies), la tasa de alimentación diaria es 8,5 veces superior en *R. dalmatina*.

En las poblaciones ibéricas *R. dalmatina* se encuentra además en simpatria con *Pelophylax perezi*, *Lissotriton helveticus*, *Bufo spinosus*, *Alytes obstetricans*, *Triturus marmoratus* e *Hyla molleri* en las áreas dominadas por los robledales y marojales, y con *Pelodytes punctatus* en los robledales pubescentes y encinares.

Estrategias antidepredatorias

Las larvas utilizan la huida como principal estrategia defensiva y se ha comprobado que ante la presencia de depredadores desarrollan una cierta morfología (crecimiento de la cresta caudal) y modifican su comportamiento, mejorando la capacidad de escape (Teplitsky et al., 2005).

Aunque no es habitual, algunos ejemplares adoptan una postura defensiva (*unken reflex*) en la que arquean el cuerpo, levantando la cabeza y llevando las patas delanteras por detrás de ésta (Sarasola-Puente, obs. pers.).

Depredadores

No hay datos ibéricos. Los adultos son depredados por algunas especies de mustélidos, como *Mustela putorius* (Lodé, 2000), y rapaces nocturnas como *Strix aluco* y *Tyto alba* (Martín y López, 1990). Las larvas son consumidas principalmente por insectos acuáticos, y los huevos depredados por *Lissotriton helveticus* (Gosá y Sarasola, 2005).

Parásitos y enfermedades

No hay datos ibéricos. Se ha descrito la infección producida por *Goussia* sp., género de protozoo parásito de los peces, afectando al hígado de las larvas, juveniles y subadultos de *Rana dalmatina* (Jirků y Modrý, 2006).

La infección renal por el protozoo *Sphaerospora ranae* es conocida en *Rana dalmatina* y parece que los hospedadores son bastante específicos, ya que entre las cinco especies de anfibios analizadas únicamente apareció en las dos especies de ranas pardas (Jirků et al., 2007).

También se han descrito lesiones en la piel producidas por un herpesvirus indeterminado. Las lesiones se presentan en forma de vesículas dorsales de 1 a 3 mm de diámetro, agrupadas o aisladas. La infección provoca la muerte de los animales (Bennati et al., 1994).

Actividad

Aunque la fenología de la especie difiere latitudinal e interanualmente, de forma general se puede resumir de la siguiente forma: en octubre-noviembre entran en una etapa de reposo invernal bajo el agua de las charcas o la hojarasca y en las madrigueras excavadas por otros animales; en enero-marzo los adultos salen de sus refugios y se dirigen a los humedales para reproducirse; la oviposición se realiza en febrero-abril, e incluso puede empezar en enero, como en la población ibérica del Alto Nervión (Iglesias et al., 2011), y el desarrollo embrionario y larvario dura unos 100 días, transcurridos los cuales se producen las metamorfosis, en junio-agosto. Los juveniles permanecen en el borde e inmediaciones de los humedales unos días o semanas, alimentándose activamente. Los subadultos, con edad de 1-2 años, y los adultos comienzan el periodo de alimentación, que se extiende a lo largo de la primavera y verano, migrando a los lugares donde realizarán la hibernación (Riis, 1997; Sarasola-Puente, 2010).

Muestran una actividad principalmente nocturna, tanto en la época de reproducción, acuática, como en el periodo terrestre de alimentación y crecimiento.

Dominio vital

No existen datos.

Movimientos

En general se tiende a considerar a los anfibios como animales filopátricos, fieles a sus lugares de reproducción año tras año. Sin embargo, esta hipótesis no es del todo cierta en *Rana dalmatina*. Algunos estudios muestran que, aunque una proporción de las poblaciones presenta un comportamiento filopátrico, otra parte se comporta como nómada y colonizadora, cubriendo los animales distancias de, al menos, 650 m en la península Ibérica y de más de 4 km en otras poblaciones europeas (Ahlén, 1997; Fog, 1997; Sarasola-Puente et al., 2011).

Comportamiento

En la fase acuática los machos se muestran muy activos durante la noche, localizándose entre la vegetación sumergida, apoyados en el fondo de las charcas y la vegetación o flotando en la superficie. En este periodo cantan activamente (Schneider et al., 1988; Schneider, 1997), habiéndose descrito la capacidad de los machos de discriminar entre vecinos e individuos desconocidos (Lesbarrères y Lodé, 2002b).

Las hembras acceden a las charcas, realizan la oviposición y la abandonan inmediatamente o en los días siguientes, mientras que los machos permanecen en ellas hasta que termina el periodo de reproducción (Sarasola, 2004). Durante la fase terrestre los adultos suelen permanecer en las cercanías del agua, refugiados bajo troncos y entre la vegetación, antes de dispersarse.

Bibliografía

- Ahlén, I. (1997). Distribution and habitats of *Rana dalmatina* in Sweden. *Rana, Sonderheft 2*: 13-22.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Arraigo, M. J., Bea, A. (1984). *Rana dalmatina*-ren (Amphibia, Ranidae) presentziari buruz Nafarroan. *Munibe*, 36: 141.
- Aszalós, L., Bogdan, H., Kovács, É., Peter, V. (2005). Food composition of two *Rana* species on a forest habitat (Livada Plain, Romania). *North-Western Journal of Zoology*, 1: 25-30.
- Barbadillo, L. J., Martínez-Solano, I., Lapeña, M. (2000). Primeros datos sobre la presencia de la rana ágil en Castilla y León. *Quercus*, 176: 38.
- Barton, K., Rafinski, J. (2006). Co-occurrence of agile frog (*Rana dalmatina* Fitz. in Bonaparte) with common frog (*Rana temporaria* L.) in breeding sites in southern Poland. *Polish Journal of Ecology*, 54: 151-157.
- Bea, A. (1985). Atlas de los anfibios y reptiles de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. Pp. 55-99. En: *Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa (excepto Chiroptera)*. Gobierno Vasco, Bilbao.
- Bennati, R., Bonetti, M., Lavazza, A., Gelmetti, D. (1994). Skin lesions associated with herpesvirus-like particles in frogs (*Rana dalmatina*). *The Veterinary record*, 135 (26): 625-626.
- Blum, S. (1997). Prey of *Rana dalmatina* in the wetlands of the Rhine-Valley, Rhineland-Palatinate. *Rana Sonderheft*, 2: 175-182.
- Bonacci, A., Brunelli, E., Sperone, E., Tripepi, S. (2008). The oral apparatus of tadpoles of *Rana dalmatina*, *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, and *Bufo viridis* (Anura). *Zoologischer Anzeiger*, 247: 47-54.
- Cambar, R., Marrot, B. (1954). Table chronologique du développement de la grenouille agile (*Rana dalmatina* Bon.). *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 88: 168-177.
- Consultora de Recursos Naturales, S.L. (2001). *Estudio faunístico del Parque Natural de Izki (Álava)*. Diputación Foral de Álava. 195 pp.
- Corral, M., Iturrate, X., Lasarte, P. (2007). La rana ágil (*Rana dalmatina*) en el extremo noroccidental de su distribución ibérica. *Munibe, Suplemento*, 25: 112-118.
- Corral, M., Iturrate, X., Lasarte, P. (2010). *Cuatro años de seguimiento de las poblaciones de rana ágil (Rana dalmatina) del Alto Nervión. 2006-2009*. Agile Frog Team. Aiara-Araba. Inédito, 24 pp.
- Dubois, A. (1984). Notes sur les grenouilles brunes (groupe *Rana temporaria* Linné, 1758). III. Un critère méconnu pour distinguer *Rana dalmatina* de *Rana temporaria*. *Alytes*, 3 (4): 117-124.
- Dynesius, M., Jansson, R. (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distribution driven by Milankovitch climate oscillations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97: 9115-9120.
- Ekos, S.L. (1999). *Estudio de la comunidad de anfibios de los humedales de Salburua (balsas de Betoño y Zurbano) y diseño de un sistema de monitoreo de sus poblaciones*. Centro de Estudios Ambientales, Vitoria. 101 pp.
- Ekos, S.L. (2001). *Propuesta de plan de gestión de rana ágil Rana dalmatina Bonaparte, 1840 en la Comunidad Autónoma del País Vasco*. Gobierno Vasco. Inédito, 23 pp.

Ficetola, G. F., Valota, M., Bernardi, F. D. (2006). Temporal variability of spawning site selection in the frog *Rana dalmatina*: consequences for habitat management. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2: 157-163.

Fog, K. (1997). Zur verbreitung des springfroschens in Dänemark. *Rana, Sonderheft* 2: 23-34.

Frost, D. R. (2014). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.0
<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.

Gállego, L. 1970. Datos herpetológicos navarros. *Pirineos*, 97: 25-27.

García-París, M. (2004). *Anura*. Pp. 275-480. En: García-París, M., Montori, A., Herrero, P. *Amphibia. Lissamphibia*. En: Ramos, M. A. et al. (Eds.) *Fauna Ibérica*. Vol 24. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.

Gosá, A. (1994). Biología reproductiva de la rana ágil, *Rana dalmatina* (Ranidae, Anura), en Navarra. *Munibe*, 46: 97-108.

Gosá, A. (1997). *Planes de Conservación del Hábitat del Tritón alpino (Triturus alpestris), la Rana ágil (Rana dalmatina) y el Galápagos europeo (Emys orbicularis) en Navarra*. Gobierno de Navarra. Inédito.

Gosá, A. (2001a). Programa de desarrollo en cautividad de larvas de rana ágil, para el seguimiento poblacional de la especie en Ultzama. Campaña 2001. Gestión Ambiental, Viveros y Repoblaciones de Navarra, S.A. Inédito. 10 pp.

Gosá, A. (2001b). *Seguimiento poblacional de la rana ágil en Ultzama. Campaña 2001*. Gestión Ambiental, Viveros y Repoblaciones de Navarra, S.A. Inédito. 19 pp.

Gosá, A. (2002a). *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840. Pp. 120-123. En: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española. Madrid.

Gosá, A. (2002b). Efectivos poblacionales de la rana ágil (*Rana dalmatina*) y uso del hábitat reproductor en Navarra. *Munibe*, 53: 205-210.

Gosá, A., Bergerandi, A. (1994). Atlas de distribución de los anfibios y reptiles de Navarra. *Munibe*, 46: 109-189.

Gosá, A., Garin-Barrio (2011). Presencia de rana ágil en charcas de la zona sur del término municipal de Vitoria-Gasteiz. Centro de Estudios Ambientales. Vitoria-Gasteiz, 20 pp.

Gosá, A., Iglesias-Carrasco, M. (2013). Recuperación de hábitat para la rana ágil en un prado del Ayuntamiento de Orduña. Seguimiento de las actuaciones realizadas. Gobierno Vasco, 7 pp. Inédito.

Gosá, A., Rubio, X., Corral, M., Iturrate, X., Lasarte, P., Iglesias, M. (2011). *Plan de acción para la rana ágil en la comarca del Alto Nervión*. Diputación Foral de Álava. Inédito, 17 pp.

Gosá, A., Sarasola, V. (2005). *Seguimiento poblacional de la rana ágil en Ultzama. Campaña 2005*. Departamento de Ordenación del Territorio, Vivienda y Medio Ambiente. Gobierno de Navarra. Inédito, 53 pp.

Gosá, A., Sarasola, V. (2008). *Seguimiento y determinación de la situación de Rana dalmatina. Campaña 2008*. Gestión Ambiental, Viveros y Repoblaciones de Navarra, S.A. Inédito. 26 pp.

Gosá, A., Sarasola, V., Crespo-Díaz, A. (2013). *Seguimiento y determinación de la situación de Rana dalmatina. Campaña 2013*. Gestión Ambiental de Navarra, S.A. Inédito. 31 pp.

Gosá, A., Vignes, J.C. (2000). Veinticuatro horas en la dieta de los metamorfoseados de la rana bermeja (*Rana temporaria*). *Revista Española de Herpetología*, 14: 5-18.

- Grosse, W. R., Bauch, S. (1997). Zur entwicklung der kaulquappen und der juvenes des springfrosches im freiland und labor. *Rana, Sonderheft 2*: 207-220.
- Grossenbacher, K. (1997). Zur morphologie und Verbreitung von *Rana dalmatina* in Europa. *Rana, Sonderheft 2*: 5-12.
- Grossenbacher, K. (1997b). *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840. Pp. 134-135. En: Gasc, J.-P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez Rica, J. P., Maurin, H., Oliveira, M. E., Sofianidou, T. S., Veith, M., Zuiderwijk, A. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica & Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Guyétant, R. (1997). Distribution and characteristics of the biology of the agile frog (*Rana dalmatina* Bonaparte) in France. *Rana, sonderheft 2*: 39-43.
- Hachtel, M., Grossenbacher, K. (2014). *Rana dalmatina* Bonaparte 1838 – Springfrosch. Pp. 115-186. En: Grossenbacher, K. (Ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. and 5/III A. Froschlurche (Anura) III A (Ranidae I). Aula Verlag, Wiebelsheim.
- Hartel, T. (2005). Aspects of breeding activity of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* reproducing in a seminatural pond. *North-Western Journal of Zoology*, 1: 5-13.
- Hartel, T., Nemes, S., Cogălniceanu, D., Öllerer, K., Moga, C. I., Lesbarrères, D., Demeter, I. (2009). Pond and landscape determinants of *Rana dalmatina* population sizes in a Romanian rural landscape. *Acta Oecologica*, 35: 53-59.
- Holman, J.A. (1998). *Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe*. Oxford University Press, New York/Oxford.
- Iglesias, M., Corral, M., Iturrate, X., Lasarte, P., Gosá, A. (2013). Siete años de seguimiento de una población de rana ágil (*Rana dalmatina*) en el Alto Nervión (Álava y Bizkaia). IV Congreso de Biodiversidad. Bilbao.
- Iglesias, M., Rubio, X., Gosá, A. (2011). *Seguimiento poblacional y caracterización del hábitat de la rana ágil (Rana dalmatina) en el Alto Nervión*. Diputación Foral de Álava. Inédito, 96 pp.
- Ishchenko, V.G. (1996). Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs. *Russian Journal of Herpetology*, 3: 143-151.
- Jirků, M., Fiala, I., Modrý, D. (2007). Tracing the genus *Sphaerospora*: rediscovery, redescription and phylogeny of the *Sphaerospora ranae* (Morelle, 1929) n. comb. (Myxosporea, Sphaerosporidae), with emendation of the genus *Sphaerospora*. *Parasitology*, 134: 1727-1739.
- Jirků, M., Modrý, D. (2006). Extra-intestinal localization of *Goussia* sp. (Apicomplexa) oocysts in *Rana dalmatina* (Anura: Ranidae), and the fate of infection after metamorphosis. *Diseases of Aquatic Organisms*, 70 (3): 237-241.
- Kaya, U., Kuzmin, S., Sparreboom, M., Ugurtas, I. H., Tarkhnishvili, D., Anderson, S., Andreone, F., Corti, C., Nyström, P., Schmidt, B., Anthony, B., Ogradowczyk, A., Ogielska, M., Bosch, J., Tejedo, M. (2013). *Rana dalmatina*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2013.2. <www.iucnredlist.org>.
- Kecskés, F., Puky, M. (1992). Spawning preference of the agile frog, *Rana dalmatina* B. Pp. 251-254. En: Korsós, Z., Kiss, I. (Eds.). *Proceedings of the Sixth Ordinary General Meeting of the S.E.H., 19-23 August 1991, Budapest, Hungary*. Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- Kovács, I., David, A., Ferenți, S., Dimancea, N. (2010). The food composition of two brown frog populations (*Rana dalmatina* and *Rana temporaria*) from Salaj County, Romania. *Biharean Biologist*, 4: 7-14.

- Kuhn, J., Schmidt-Sibeth, J. (1998). Zur biologie und populationsökologie der springfroschs (*Rana dalmatina*): langzeiteobachtungen aus Oberbayern. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 5: 115-137.
- Lesbarrères, D., Fowler, M.S., Pagano, A., Lodé, T. (2010). Recovery of anuran community diversity following habitat replacement. *Journal of Applied Ecology*, 47: 148-156.
- Lesbarrères, D., T. Lodé. (2002a). Influence de facteurs environnementaux sur la reproduction de *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae): implications pour sa conservation. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 104: 66-76.
- Lesbarrères, D., Lodé, T. (2002b). Variations in male calls and response to unfamiliar advertisement call in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina*. *Ethology, Ecology, Evolution*, 14: 287-295.
- Lesbarrères D., Lodé T., Merilä J. (2004). What type of amphibian tunnel could reduce road kills? *Oryx*, 38: 220-223.
- Lesbarrères, D., Pagano, A., Lodé, T. (2003). Inbreeding and road effect zone in a Ranidae: the case of Agile frog, *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840. *Comptes Rendus Biologies*, 326: 68-72.
- Lodé, T. (2000). Functional response and area-restricted search in a predator: seasonal exploitation of anurans by the European polecat, *Mustela putorius*. *Austral Ecology*, 25: 223-231.
- Lodé, T., Holveck, M.J., Lesbarrères, D. (2005). Asynchronous arrival pattern, operational sex ratio and occurrence of multiple paternities in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 191-200.
- Lodé, T., Lesbarrères, D. (2004). Multiple paternity in *Rana dalmatina*, a monogamous territorial breeding anuran. *Naturwissenschaften*, 91: 44-47.
- Martín, J., López, P. (1990). Amphibians and reptiles as prey of birds in Southwestern Europe. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 82: 1-43.
- Pagoa Consultores Ambientales, S.L. (2010). *Seguimiento de las poblaciones de anfibios del humedal de Salburua (Álava). Año 2009*. Centro de Estudios Ambientales. Vitoria. 93 pp.
- Puente-Amestoy, F. (1956). Herpetología alavesa. Introducción a su estudio. *Grupo de Ciencias Naturales Aranzadi-Real Sociedad Vascongada de Amigos del País*, 3-17.
- Puky, M., Nosek J., Tóth, B. (2006). Long-term changes in the clutch number of a *Rana dalmatina* population at the Danubian floodplain at Göd, north of Budapest, Hungary. Pp. 307-3113. En: 6th International Conference: Danube River Life.
- Rannap, R., Lohmus, A., Briggs, L. (2009). Restoring ponds for amphibians: a success story. *Hydrobiologia*, 634: 87-95.
- Riis, N. (1988). The present distribution of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* in southern Scandinavia explained by a theory of competitive exclusion. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 64: 104-106.
- Riis, N. (1991). A field study of survival, growth, biomass and temperature dependence of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* larvae. *Amphibia-Reptilia*, 12: 229-243.
- Riis, N. (1997). Field studies on the ecology of the agile frog in Denmark. *Rana, Sonderheft*, 2: 189-202.
- Roçek, Z., Rage, J.-C. (2000). Tertiary anura of Europe, Africa, Asia, North America, and Australia. Pp. 1332-1337. En: Heatwole, H., Carroll, R.L. (Eds.). *Amphibian Biology*, vol. 4, Palaeontology. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

Sarasola, V. (2004). *Estructura de una población introducida de rana ágil (Rana dalmatina) en el bosque de Orgi (Navarra)*. Tesis de grado. Universidad de Salamanca.

Sarasola, V., Gosá, A. (2006). *Seguimiento poblacional de la rana ágil en Ultzama. Campaña 2006*. Departamento de Ordenación del Territorio, Vivienda y Medio Ambiente. Gobierno de Navarra. Inédito. 41 pp.

Sarasola-Puente, V. (2010). *Ecología y conservación de Rana dalmatina en la Península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca. 171 pp.

Sarasola-Puente, V., Gosá, A., Oromí, N., Madeira, M.J., Lizana, M. (2011). Growth, size and age at maturity of the agile frog (*Rana dalmatina*) in an Iberian Peninsula population. *Zoology*, 114 (3): 150-154.

Sarasola-Puente, V., Madeira, M. J., Gosá, A., Lizana, M., Gómez-Moliner, B. (2012). Population structure and genetic diversity of *Rana dalmatina* in the Iberian Peninsula. *Conservation Genetics*, 13 (1): 197-209.

Schneider, H. (1997). Verhalten des Springfrosches (*Rana dalmatina*) während der Fortpflanzungszeit, dargestellt im Film. *Rana, Sonderheft 2*: 271-275.

Schneider, H., Sofianidou, T.S., Kyriakopoulou-Sklavounou, P. (1988). Calling behavior and calls of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) in Greece. *Zool. Jb. Physiol.*, 92: 231-243.

Sofianidou, T.S., Kyriakopoulou-Sklavounou, P. (1983). Studies on the biology of the frog *Rana dalmatina* Bonaparte during the breeding season in Greece (Amphibia: Anura: Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, 4: 125-136.

Tejado, C., Potes, M.E. (2005). Áreas reproductivas para los anfibios en la Sierra de Entzia y Montes de Iturrieta. Diputación Foral de Álava. Inédito, 18 pp.

Tejado, C., Potes, M.E. (2007). Áreas reproductivas para los anfibios en Amurrio, Ayala (Álava) y Orduña (Vizcaya). Diputación Foral de Álava. Inédito.

Teplitsky, C., Plenet, S., Léna, J.P., Mermet, N., Malet, E., Joly, P. (2005). Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole. *Journal of Evolutionary Biology*, 18 (1): 180-190.

Veith, M., Kosuch, J., Vences, M. (2003). Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 310-327.

Vences, M., Hauswaldt, J. S., Steinfartz, S., Rupp, O., Goesmann, A., Künzel, S., Orozco-terWengel, P., Vieites, D.R., Nieto-Roman, S., Haas, S., Laugsch, C., Gehara, M., Bruchmann, S., Pabijan, M., Ludewig, A.-K., Rudert, D., Angelini, C., Borkin, L. J., Crochet, P.-A., Crottini, A., Dubois, A., Ficetola, G. F., Galán, P., Geniez, P., Hachtel, M., Jovanovic, O., Litvinchuk, S. N., Lymberakis, P., Ohler, A., Smirnov, N. A. (2013). Radically different phylogeographies and patterns of genetic variation in two European brown frogs, genus *Rana*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68: 657-670.

Waringer-Löschenkohl, A. (1991). Breeding ecology of *Rana dalmatina* in Lower Austria: a 7-years study. *Alytes*, 9: 121-134.

Weddelling, K., Bosbach, G., Hachtel, M., Sander, U., Schmidt, P., Tarkhnishvili, D. (2005). Egg size versus clutch size: variation and tradeoff in reproductive output of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in a pond near Bonn (Germany). Pp. 238-240. En: Ananjeva, N., Tsinenko, O. (Eds.). *Herpetologia Petropolitana*. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 12-16 August Saint-Petersburg. *Russian J. Herpetol.*, 12 (Supl.).

Zuiderwijk, A., Veenstra, G. (1984). Observations on the occurrence of *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840, in Basque provinces (Amphibia, Ranidae). *Munibe*, 36: 139-140.